

УДК 594.124:591.05

А. А. СОЛДАТОВ, Т. И. АНДРЕЕНКО, И. В. ГОЛОВИНА

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского,
пр-т Нахимова, 2, Севастополь, 99011, Украина

АДАПТИВНАЯ РЕОРГАНИЗАЦИИ ТКАНЕВОГО МЕТАБОЛИЗМА У МОЛЛЮСКОВ ТОЛЕРАНТНЫХ К ВНЕШНЕЙ ГИПОКСИИ

В условиях кислородного оптимума в организме толерантного к гипоксии моллюска *Anadara inaequalvis* Br. сохраняются анаэробные процессы. Происходит активное использование угловодных субстратов. Ткани отличаются высокими активностями МДГ и ЛДГ при пониженном содержании глюкозы и высоком уровне лактата. Адаптация к внешней аноксии сопровождается ростом значений индекса МДГ/ЛДГ в 2–4 раза, что связано с пропорциональным снижением активности ЛДГ. Это исключает накопление токсичного лактата в тканях и отражает факт переключения на альтернативные метаболические стратегии.

Ключевые слова: моллюски, гипоксия, ткани, метаболизм

Гипоксия является распространенным явлением в водах Мирового океана, что определяется низкой скоростью диффузии кислорода в водной среде [17]. Устойчивые и значительные по площади зоны с крайне низким содержанием кислорода (менее 0,5 мг л⁻¹) обнаружены в акваториях Атлантического, Тихого и Индийского океанов, в том числе и на шельфе Черного моря [3]. Их формирование определяется в основном спецификой динамики вод, а также крайне высокой первичной продукцией и резкой стратификацией водных масс [17, 20]. Считается, что глобальное потепление будет способствовать расширению гипоксических акваторий и приводить к качественной трансформации существующих экосистем, повышая роль толерантных к дефициту кислорода организмов [17, 20].

Установлено, что гидробионты, обитающие в условиях экстремальной гипоксии, отличаются спецификой в организации физиологических и метаболических процессов. Особый интерес представляют бентосные формы жизни, и в частности организмы, зарывающиеся в грунт и способные длительный период времени обходиться без кислорода. Состояние гипоксии для них является функциональной нормой и предполагает общую физиологическую и метаболическую реорганизацию процессов, оптимизирующую энергозатраты организма на фоне сохранения его двигательной активности [19, 22, 30].

Одними из наиболее устойчивых к гипоксии и аноксии организмов являются двустворчатые моллюски рода *Anadara* [13], способные обходиться без кислорода в течение 15-ти и более суток [15]. Одним из представителей данного рода является *Anadara inaequalvis* Br. (семейство *Arcidae*), который широко распространен в Индийском и Тихом океанах. В 1980–1982 годах он был обнаружен и в Черном море [2, 18]. В 1999 г. впервые наличие анадары было зарегистрировано на южном берегу Крыма (Карадаг, район Алушты) [6]. В настоящее время отмечается массовое оседание личинок этого моллюска на естественные субстраты, коллекторные установки мидийных ферм, заход его в устья рек.

A. inaequalvis является эвритермным и эвригалинным видом, легко переносит гипоксические и аноксические условия [16]. Гемолимфа его содержит эритроцитарный гемоглобин и соответственно имеет высокую кислородную емкость, что отличает ее от других видов черноморских двустворок [14–16]. Сравнительные исследования показали, что в условиях нормоксии интенсивность потребления кислорода у *A. inaequalvis* в 6–7 раз меньше, чем у другого массового черноморского вида *Mytilus galloprovincialis* Lam. [8]. Эти отличия позволяют предположить наличие особенностей в организации тканевого метаболизма у данного вида, которые позволяют ему осваивать проблемные акватории Черного моря.

Цель настоящей работы – исследовать процессы адаптивной реорганизации тканевого метаболизма у моллюсков толерантных к дефициту кислорода (на примере *Anadara inaequalvis* Brugüiere) в естественных и экспериментальных условиях.

Материал и методы исследований

Моллюсков собирали одновременно с коллекторных установок рыбодобывающего предприятия “Дон-Комп” (бухта Стрелецкая, Севастополь). В работе использовали взрослых особей *Anadara inaequalis* Br. (далее анадара) и мидий (черная морфа) *Mytilus galloprovincialis* Lam. (далее мидии). Мидии (черная морфа) образуют преимущественно скальные биотопы часто в прибойной зоне и обычно не сталкиваются с дефицитом кислорода [1]. Скопления анадары, напротив, приурочены к илистым грунтам с ограниченным водообменом. Моллюск часто зарывается в ил, уходя на глубину до 30 см [6]. Транспортировку животных осуществляли в контейнере насыпью без воды в течение 1 часа от момента сбора. Перед проведением исследований моллюсков выдерживали в аквариумах с проточной морской водой в течение 2–3 сут. для снятия состояния стресса. Температуру воды поддерживали на уровне 17–20°C. Фотопериод – 12 день /12 ночь.

Экспериментальная часть работы выполнена на специально разработанном стенде. Он позволял поддерживать заданную температуру и концентрацию кислорода в воде. В камеру объемом 13,5 л помещали 30 особей анадары (длина раковины 30–33 см). Содержание кислорода в воде снижали в течение 2,5–3,0 ч с 8,5–8,7 до 0 мг л⁻¹ прокачиванием N₂. Контроль за величиной P_{O₂} осуществляли потенциометрически. Температура воды поддерживали на уровне 20±1°C. Фотопериод – 12 ч день : 12 ч ночь. Экспозиция – 3-е сут. Контрольная группа моллюсков содержалась в аналогичных условиях при концентрации кислорода в воде 8,5–8,7 мг л⁻¹ (95–97% насыщения). Ежедневно в опыте и контроле производили полную смену воды в емкостях для удаления метаболитов.

Препарирование тканей проводили при температуре 0–4°C. Полученные образцы гепатопанкреаса, жабр и ноги упаковывали в пищевую фольгу и хранили в жидком азоте. В последующем навески тканей гомогенизировали с использованием в качестве трансформирующей среды 1,15% KCl. Для получения супернатанта гомогенаты подвергали центрифугированию при 6000 об/мин в течение 15 мин. В работе использовали рефрижераторную центрифугу К-23D (Германия). Все процедуры выполняли при 0–4°C.

Контроль за потреблением кислорода моллюсками осуществляли респирометрически. В работе применяли оксиметр ELWRO N 5221 (Польша). Экспозиция – 3 часа. Активности лактатдегидрогеназы (ЛДГ), малатдегидрогеназы (МДГ) контролировали по скорости окисления НАДН₂ [10]. Все измерения выполняли при 25,0±0,5°C. Одновременно определяли содержание в тканях белка по методу Лоури. Концентрацию глюкозы в тканях оценивали при помощи глюкозидазным методом, лактата – ферментативным методом по скорости восстановления НАДН₂, пирувата – по реакции с 2,4-динитрофенилгидразином [5]. В работе использовали стандартные наборы реактивов: ООО НПП «Филисит диагностика» (Украина) для определения содержания глюкозы и «Lachema» (Чехия) для определения содержания пирувата и лактата.

Результаты представлены как $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$. Сравнение выборочных совокупностей проводили на основе t-критерия Стьюдента. О нормальности распределения судили по сопоставлению среднеарифметической величины и моды.

Результаты исследований

Сравнительные исследования. Интегральным показателем метаболизма является интенсивность потребления кислорода особями. У исследуемых видов моллюсков с равной массой мягких тканей в условиях нормоксии (насыщение кислородом воды – 95–97%) и при температуре 17–20°C значения данного показателя имели явные отличия. У анадары интенсивность потребления кислорода составила 0,040±0,014 мг O₂·экз⁻¹·ч⁻¹, что в 7 раз ниже, чем у мидий – 0,284±0,065 мг O₂·экз⁻¹·ч⁻¹. Это предполагает наличие принципиальных особенностей в организации тканевого метаболизма у данных видов двустворок. Следует ожидать, что в тканях анадары должны преобладать анаэробные процессы.

Содержание субстратов, метаболитов и распределение активностей ферментов у мидий и анадары имели выраженную тканевую специфику. У обоих моллюсков максимальное содержание глюкозы отмечали в гепатопанкреасе (табл. 1). В остальных тканях оно было в 3–7 раз ниже. Близкая зависимость отмечена и в отношении лактата и пирувата для тканей анадары. Отношение лактат/пируват совпадало практически во всех тканях и находилось на уровне 9,5–

12,0. Распределение активностей МДГ и ЛДГ по тканям также совпадало у обоих видов двустворок (рис. 1). Максимум наблюдался в ноге. В гепатопанкреасе и жабрах активности были в 1,5-5,0 раз ниже.

Таблица 1

Показатели	Виды тканей и моллюсков					
	Гепатопанкреас		Жабры		Нога	
	Мидия	Анадара	Мидия	Анадара	Мидия	Анадара
Глюкоза, нмоль мг ⁻¹	23,60±2,20	11,4±0,6	2,95±1,07	3,80±0,65	6,11±1,41	1,55±0,59
Лактат, нмоль мг ⁻¹	6,67±0,63	10,2±2,1	2,81±0,29	6,73±1,28	8,35±1,18	2,86±0,42
Пируват, нмоль мг ⁻¹	0,715±0,078	1,07±0,20	0,393±0,051	0,693±0,090	1,100±0,350	0,394±0,111
Индекс лактат/пируват	9,7 ± 0,6	10,2 ± 2,0	9,5 ± 2,2	9,7 ± 1,2	11,6 ± 2,1	9,4 ± 1,4

анадары

Примечание: во всех случаях n = 10.

Межвидовое сравнение показало присутствие высоко активной МДГ во всех типах тканей анадары. Активность данного фермента в гепатопанкреасе и жабрах в 5-6 раз превышала значения, отмеченные для мидий. В ноге различия были менее выражены и составили 40% ($p<0,001$). Аналогичные результаты были получены и в отношении ЛДГ. Превышение активности данного фермента у анадары также было зарегистрировано для всех типов тканей и составляло 2-4 раза.

В сравнении с мидией содержание глюкозы в гепатопанкреасе и ноге анадары было в 2-4 раза ниже ($p<0,01-0,001$). В жабрах же различия не были статистически достоверны. Содержание лактата и пирувата (жабры, гепатопанкреас), напротив, было повышено 1,5-2,4 раза ($p<0,001$). В ноге моллюсков картина была обратной. Уровень лактата и пирувата у анадары был явно снижен. Значения соотношения лактат/пируват были близкими у обоих видов моллюсков.

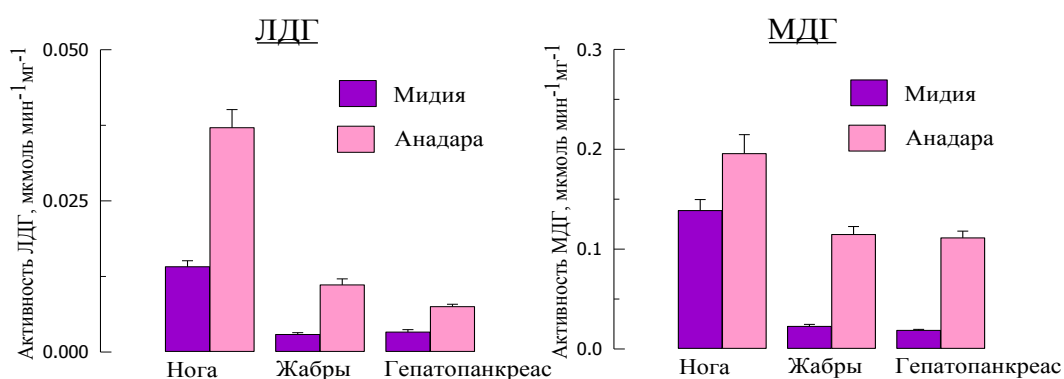


Рис. 1. Сравнительная оценка активностей ЛДГ и МДГ в тканях мидии и анадары

Экспериментальная аноксия. В условиях аноксии направленность изменений тканевого содержания глюкозы, лактата, пирувата и активностей ЛДГ и МДГ совпадала во всех исследуемых органах. Отличия в основном носили количественный характер.

Нога активно используется моллюском при перемещении по дну и зарывании в грунт. В условиях экспериментальной аноксии содержание глюкозы, лактата и пирувата в ноге анадары не изменялось, оставаясь на уровне контрольных значений (табл. 2). Имеющиеся различия не были статистически выражены. Характер изменения активностей ЛДГ и МДГ представлен на

рисунке 2. Активність ЛДГ понижалась в 3.6 раз (p<0,001). При цьому активність МДГ зберігалась на рівні контрольних значень з деякою тенденцією на зниження, яке статистично не виявлялось. Індекс МДГ/ЛДГ збільшувався більше ніж в 2 раз (p<0,001).

Содержание глюкозы в жабрах в течение аноксии понижалось на 32,5%, а пирувата, напротив, увеличивалось на 46,3%. Однако в виду существенной вариабельности полученных значений различия не были статистически выражены. Содержание же лактата в ткани жабр сохранялось на уровне контрольных величин. Это означает, что фактически концентрация углеводных метаболитов в жабрах, как и в случае с ногой моллюска, в условиях экспериментальной аноксии не претерпевает существенных изменений. Изменение же активностей ЛДГ и МДГ в жабрах анадры полностью совпадает с рассмотренной выше. Активность ЛДГ в отсутствии кислорода подавлялась почти в 5 раз (p<0,001), тогда как МДГ была близка к контрольным величинам. В сравнении с контрольной группой моллюсков индекс МДГ/ЛДГ возрастал в 4 раза (p<0,001).

Таблица 2

Содержание отдельных углеводных метаболитов в тканевых структурах анадры в условиях нормо- и аноксии

Показатели	Виды тканей					
	Нога		Жабры		Гепатопанкреас	
	Нормоксия	Аноксия	Нормоксия	Аноксия	Нормоксия	Аноксия
Глюкоза, мм м ⁻¹ ткани	1,52±0,48	2,41±0,67	6,31±0,87	4,26±1,54	12,1±1,0	7,25±1,39
Лактат, мм м ⁻¹ ткани	2,02±0,29	1,50±0,21	5,87±0,93	5,72±1,61	8,30±1,31	7,42±2,23
Пируват, мм м ⁻¹ ткани	0,75±0,05	1,05±0,16	1,25±0,21	1,83±0,25	1,79±0,31	1,51±0,70

Примечание: во всех случаях n = 10

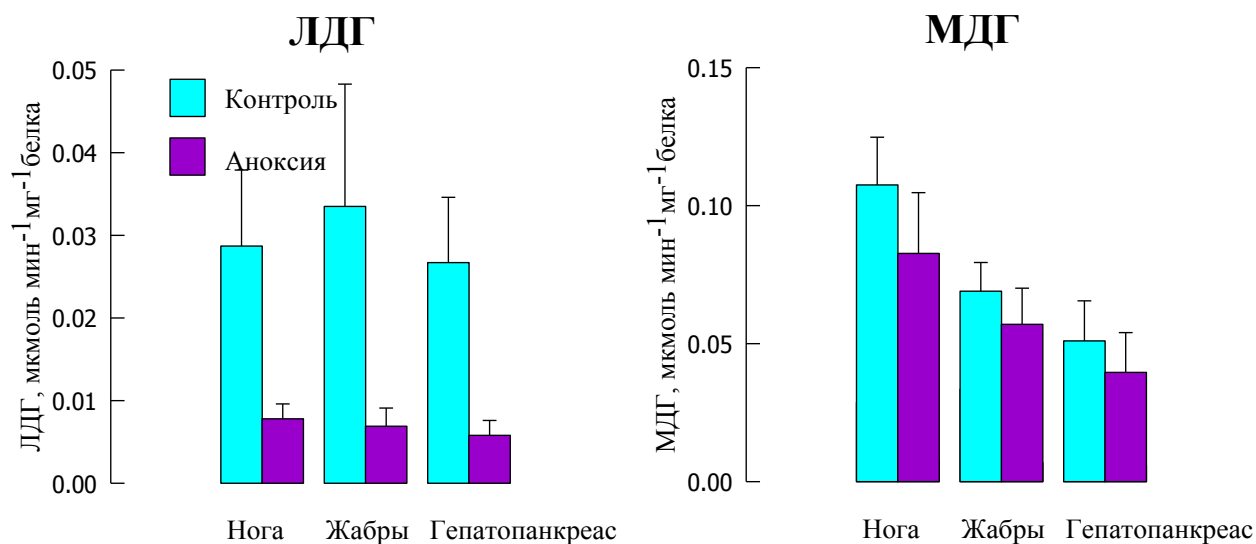


Рис. 2. Активности ЛДГ и МДГ в тканях анадры в условиях аноксии

Содержание глюкозы в гепатопанкреасе в условиях экспериментальной гипоксии также понижалось. Однако в отличие от жабр различия были статистически значимы и составляли 40.1% (p<0,05). При этом уровень лактата и пирувата в данном органе не изменялся. Отличий между контрольной и опытной группами животных выявлено не было. Характер изменения активностей ЛДГ и МДГ соответствовал описанным для жабр и ноги моллюска. Активность ЛДГ в сравнении с контрольной группой снижалась в 4.5 раз (p<0,001). При этом изменение

активности МДГ не было статистически выражено. Такая разнонаправленность изменений активностей данных ферментов сопровождалась ростом значений индекса МДГ/ЛДГ в 3,5 раза ($p < 0,001$).

Таким образом, изменение содержания ряда углеводных метаболитов и активностей ЛДГ и МДГ в условиях экспериментальной аноксии совпадало во всех исследованных тканях анадары и сопровождалось:

- понижением содержания глюкозы на фоне роста вариабельности регистрируемых значений, что затрудняло выявление статистически значимых отличий;
- сохранением тканевого уровня пирувата и лактата, а также значений индекса лактат/пируват;
- многократным снижением активности ЛДГ при отсутствии изменений активности МДГ, что сопровождалось значительным ростом значений индекса МДГ/ЛДГ.

Обсуждение результатов

Сравнительные исследования. Сравнительная оценка потребления кислорода моллюсками, тканевого уровня углеводных субстратов, метаболитов и активностей ряда ферментов позволяет прийти к заключению, что в организме анадары в условиях внешней нормоксии преобладают анаэробные процессы. Об этом свидетельствуют следующие факты:

- потребление кислорода при сходных условиях среды и массы тела моллюсков у анадары в 7 раз ниже;
- активности ЛДГ и МДГ во всех тканях анадары существенно выше, чем у мидий;
- тканевой ресурс глюкозы у данного вида моллюска явно снижен, а уровень лактата в гепатопакреасе и жабрах выше, чем у мидий.

Такое соотношение показателей свидетельствует о более активном течении гликолитических процессов в тканевых структурах анадары. Они предполагают активное использование углеводных субстратов, что хорошо согласуется с низким уровнем глюкозы и высоким содержанием лактата в тканях моллюска. Однако этот процесс должен быть контролируемым, так как может привести к развитию тканевого ацидоза и общей разбалансировке метаболических процессов в тканях.

Высокая активность МДГ, наблюдаемая в тканях моллюска, исключает чрезмерное накопление лактата. Известно, что цитоплазматическая фракция МДГ сопряжена с гликолитическими процессами через фосфоенолпируваткарбоксикиназу [27], трансформирующего фосфоенолпируват в оксалоацетат. Эти процессы хорошо отражает метаболическая схема, предложенная Оуэном и Хочачкой [25]. МДГ восстанавливает оксалоацетат до малата, который затем посредством малат-сукцинатного переносчика направляется в митохондрии и доводится ферментами ветви цикла Кребса, при участии митохондриальной МДГ, до сукцината. Подобная ориентация метаболизма ограничивает поток углеводных субстратов в направлении лактата, исключая его чрезмерное накопление, и сохраняет энергетический статус ткани. Она описана для ряда гидробионтов и имеет функциональный смысл в условиях экстремальной гипоксии и аноксии [9, 10]. Парадоксальность ситуации состоит в том, что у анадары эти процессы реализуются на уровне жабр и гепатопанкреаса в условиях внешней нормоксии, а не гипоксии.

В отличие от гепатопанкреаса и жабр ориентация метаболизма в ткани ноги анадары была иной. Уровень лактата и пирувата здесь был в 2-3 раза меньше, чем у мидий, а соотношение лактат/пируват имело более низкие значения. Активности МДГ и ЛДГ были повышены, но различия между моллюсками не столь выражены. Сравнительная оценка позволяет говорить о том, что у анадары метаболизм в данном органе, в отличие от жабр и гепатопанкреаса, скорее имел аэробную, а не анаэробную ориентацию. Такая асимметрия метаболизма может быть обусловлена условиями существования и поведения данного вида. Он обитает в придонных слоях воды с ограниченным водообменом, часто зарывается в грунт [12], то есть состояние гипоксии для него скорее является нормой, чем исключением. При этом моллюск подвижен и активно перемещается, используя ногу, что требует повышенных затрат энергии в данном органе. Учитывая это, можно констатировать, что отмеченные выше особенности организации тканевого обмена у анадары функционально обусловлены и имеют

адаптивную направленность. Они сохраняются даже в условиях благоприятного кислородного режима вод.

Анаэробная ориентация метаболизма в большинстве тканей анадары в условиях внешней нормоксии и при наличии дополнительной кислородной емкости в гемолимфе (эритроцитарный гемоглобин) [15, 16] остается до конца не понятной. Известно, что переориентация метаболизма с аэробного пути на анаэробный находится под контролем HIF-1 (hypoxia inducible factor), который экспрессируется в условиях гипоксии [11, 21, 29]. В частности он контролирует продукцию ЛДГ в клетке [26]. Водные организмы также содержат данный фактор. Недавно в условиях экспериментальной гипоксии (5% насыщения воды кислородом) в плазме крови форелей (*Salmo gairdnerii*) был идентифицирован белковый фактор (766 аминокислот) по структуре и функциональным характеристикам близкий к HIF-1 млекопитающих [28]. Показано, что он способен индуцировать гены, ответственные за гликолитические и эритропоэтические процессы в организме рыб. В условиях нормоксии продукция HIF-1 подавляется [11, 21, 29].

Из полученных в настоящей работе данных следует, что, несмотря на нормальное содержание кислорода в воде, в тканях анадары сохраняются высокие активности ЛДГ и МДГ, то есть анаэробные процессы оказываются не чувствительными к присутствию кислорода. Это означает, что продукция HIF-1 сохраняется в условиях внешней нормоксии, то есть локус HIF-1 утрачивает чувствительность к кислороду. Последнее может быть связано с изменением его структуры в процессе приспособления моллюска к существованию в среде с пониженным содержанием кислорода.

Таким образом, результаты сравнительного анализа показали, что в условиях внешнего кислородного оптимума в организме толерантной к гипоксии анадары сохраняются анаэробные процессы. Происходит активное использование углеводных субстратов. Ткани отличаются высокими активностями МДГ и ЛДГ при пониженном содержании глюкозы и высоком уровне лактата.

Экспериментальные исследования. Полученные результаты позволяют констатировать, что в условиях аноксии организм анадары избегал накопления токсичного лактата. Ни в одном из исследованных органов содержание данного соединения не повышалось. При этом активность ЛДГ многократно понижалась, а использование углеводных субстратов явно ограничивалось. Содержание глюкозы в ноге и жабрах моллюска в течение эксперимента не изменялось. Однако это не означает, что гликолитические процессы в этих органах полностью подавлялись. Более вероятным событием является переключение их на образование менее токсичных метаболитов.

Одним из таких путей является сукцинаттиокиназная реакция [24]. Она начинается с превращения гликолитического пирувата в аланин с образованием α -кетоглутарата, который в митохондриях окисляется до сукцината с восстановлением ГТФ. Процесс контролируется аланинаминотрансферазой (АлАТ), активность которой у гидробионтов многократно превосходит таковую у наземных позвоночных [24]. Рост активности АлАТ в ноге и жабрах анадары, отмечен нами ранее у этого вида в условиях внешней аноксии [7]. Это позволяет говорить о том, что эта реакция реализуется в органах моллюска в условиях дефицита (отсутствия) кислорода.

Другой путь может быть связан с использованием ресурсов фосфоенолпирувата. Известно, что цитоплазматическая фракция малатдегидрогеназы (МДГ) сопряжена с гликолитическими процессами через фосфоенолпируваткарбоксикиназу [27], трансформирующего фосфоенолпируват в оксалоацетат. МДГ восстанавливает оксалоацетат до малата, который затем посредством малат-сукцинатного переносчика направляется в митохондрии и доводится ферментами ветви цикла Кребса до сукцината, при участии митохондриальной МДГ. Этот процесс описан для ряда гидробионтов и имеет функциональный смысл в условиях экстремальной гипоксии [9, 10]. Нами отмечалось сохранение повышенной активности МДГ в тканях анадары при подавлении активности ЛДГ, что позволяет предположить возможность реализации и этой реакции у моллюска в условиях внешней аноксии.

Одним из метаболических путей, который может развиваться в тканях гидробионтов в условиях гипоксии, является фумаратредуктазная реакция. Она начинается с трансформации аспартата в оксалоацетат под контролем аспаратаминотрансферазы (АсАТ) с последующим восстановлением до малата. При этом высвобождается глутамат, который может быть использован в сукцинаттиокиназной реакции [25]. Малат, поступая в митохондрии, затем превращается в фумарат и восстанавливается до сукцината, о чем говорилось в предыдущем абзаце. Клетка при этом получает одну молекулу АТФ. Эта реакция катализируется МДГ, активность которой, как уже отмечалось, в условиях аноксии остается высокой на фоне угнетения ЛДГ. Ранее нами зарегистрирован существенный рост активности АсАТ в ноге и жабрах моллюсков [7]. Известно также, что ткани анадары содержат достаточно большой ресурс свободного L- и D-аспартата, которые активно используются в условиях гипоксии [23]. Это позволяет рассматривать фумаратредуктазную реакцию, как наиболее вероятный метаболический процесс, реализуемый в условиях внешней аноксии у данного вида моллюска.

Таким образом, адаптация к состоянию аноксии сопровождается ростом значений индекса МДГ/ЛДГ в 2-4 раза, что связано с пропорциональным снижением активности ЛДГ. Это исключает накопление токсичного лактата в тканях и отражает факт переключения на альтернативные метаболические стратегии.

1. Заика В. Е. Митилиды Черного моря. / [В. Е. Заика, Н. А. Валовая, А. С. Повчун, Н. К. Ревков] – Киев, 1990. – 198 с.
2. Золотарев П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Черного моря // П. Н. Золотарев // ДАН СССР. – 1987. – 297. – С. 501–502.
3. Золотарев П. Н. Пространственно-временные масштабы заморных явлений и сукцессионные изменения в структуре донных сообществ под их влиянием // П. Н. Золотарев, Н. М. Литвиненко, А. С. Терентьев // Тр. ЮгНИРО. – 1996. – 42. – С. 239–242.
4. Камышников В. С. Справочник по клинко-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностике. / В. С. Камышников. – М.: 2004. – 501 с.
5. Мильман Л. С. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Л. С. Мильман, Ю. Г. Юровецкий, Л. П. Ермолаева // Методы биологии развития. – М., 1974. – С. 346–364.
6. Разнообразие зообентоса рыхлых грунтов в прибрежной зоне крымского побережья Черного моря // [Н. К. Ревков, Н. А. Болтачева, Т. В. Николаенко, Е. А. Колесникова] // Океанология. 2002. – 42. С. 561–571.
7. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* Br. в условиях экспериментальной аноксии // [А. А. Солдатов, Т. И. Андреев, И. В. Сысоева, А. А. Сысоев] // Журн. эволюц. биохим. физиол. – 2009. – 45, N 3. – С. 284–289.
8. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalvis* Br. // [А. А. Солдатов, А. Я. Столбов, И. В. Головина и др.] // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-та. Серія: біологія. – 2005. – 4, № 27. – С. 230–232.
9. Шапиро А.З. Роль малатдегидрогеназы беспозвоночных в адаптации к дефициту кислорода // А. З. Шапиро, А. Н. Бобкова // Ж. эволюц. биох. физиол. – 1975. – 11. – С. 547–547.
10. Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae): contribution of tissue enzyme levels // [V. M. F. Almeida-Val, A. L. Val, W. P. Duncan et al.] // Comp. Biochem. Physiol. – 2000. – 125, N 2. – P. 219–226.
11. Protein expression patterns in zebrafish skeletal muscle: initial characterization and the effects of hypoxic exposure // [C. A. Bosworth, C. W. Chou, R. B. Col, B. B. Rees] Proteomics. – 2005. – 5. – P. 1362–1371.
12. Brenko M. A review of bivalve species in the eastern Adriatic Sea. 2. *Pteromorphia* (Arcidae and Noetidae) // M. Brenko, M. Legac // Nat. Croat. – 1996. – 5. – P. 221–247.
13. Differential survival of *Venus gallina* and *Scapharca inaequalvis* during anoxic stress: Covalent modification of phosphofructokinase and glycogen phosphorylase during anoxia //

- [S. P. J. Brooks, A. Zwaan, G. Thillart et al.] // J. Comp. Physiol. – 1991. – 161, N. 2. – P. 207–212.
14. Biochemical effects of anaerobiosis in *Venus gallina* L. and *Scapharca inaequivalvis* (Bruguere) // [E. Carpenne, W. Zurburg, P. Cortesi et al.] // Boll Soc Ital Biol Sper. – 1985. – 61, N 5. – P. 707–714.
 15. Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts // [A. De Zwaan, J. M. F. Babarro, M. Monari, O. Cattani] // Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol. – 2002 – 131, N 3. – P. 615–24.
 16. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: a biochemical analysis // [A. De Zwaan, P. Cortesi, G. van den Thillart et al.] // Mar. Biol. – 1991. – 111. – P. 343–341.
 17. Low oxygen expression and the poleward undercurrent on the Angola-Namibia shelf, July 1999 // [C. M. Duncombe-Rae, G. W. Bailey, T. Neumann et al.] // 10th SAMSS, 2000: Wilderness (South Africa), 22-26 Nov 1999. – Abstracts, 2000. – P. 1.
 18. *Gomoiu M. T. Scapharca inaequivalvis* (Bruguere), a new species in the Black Sea // M. T. Gomoiu // Cercet. Mar. Rech. Mar. – 1984. – N 17. – P. 131–141.
 19. *Hochachka P. W.* Defense strategies against hypoxia and hypothermia // P. W. Hochachka // Science. – 1986. – 231. – P.234–241.
 20. *Joyce S.* The dead zones: oxygen-starved coastal waters // S. Joyce // Environ. Health Perspective. – 2000. – Vol. 108, N 3. – P. A120–A125.
 21. Multiple tissue gene expression analyses in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) exposed to hypoxia // [Z. Ju ,M. C. Wells, S. J. Heater ., R. B. Walter] // Comp. Biochem. Physiol. C. – 2007. – 145. – P. 134–144.
 22. *Larade K* Reversible suppression of protein synthesis in concert with polysome disaggregation during anoxia exposure in *Littorina littorea* // K. Larade, K. B. Storey // Mol. Cell. Biochem. – 2002. – 232, N1-2. – P. 121–127.
 23. *Mistri M.* Growth and production of the ark Shell *Scapharca inaequivalvis* (Bruguère) in a Lagoon of the Po River Delta // M. Mistri, R. Rossi, V. U. Ceccherelli // Marine Ecology. – 1988. – 9, N 1. – P. 35–49.
 24. *Mommsen Th. P.* Sites and patterns of protein and amino acid utilization during spawning migration of salmon // Th. P. Mommsen, C. J. French, P. W. Hochachka // Can. J. Zool. – 1980. – 58. – P. 1785–1799.
 25. *Owen T. G.* Purification and properties of dolphin muscle aspartate and alanine transaminases and their possible roles in the energy metabolism of diving mammals // T. G. Owen, P. W. Hochachka // Biochem. J. – 1974. – 143. – P. 541–553.
 26. *Rees B. B.* Structure and sequence conservation of a putative hypoxia response element in the lactate dehydrogenase-B gene of *Fundulus* // B. B. Rees, J. A. L. Bowman, P. M. Schulte // Biol. Bull. – 2001. – 200. – P. 247–251.
 27. *Skorkowski E. F.* Mitochondrial malic enzyme from crustacean and fish muscle // E. F. Skorkowski // Comp. Biochem. Physiol. – 1988. – 90 B. – P. 19–24.
 28. Characterization of a hypoxia-inducible factor (HIF-1) from rainbow trout: Accumulation of protein occurs at normal venous oxygen tension // [A. J. Soitamo, C. M. I. Raabergh, M. Gassmann et al.] // J. Biol. Chem. – 2001. – 276. – P. 19699–19705.
 29. No amplifications of hypoxia-inducible factor-1alpha gene in invasive breast cancer: a tissue microarray study // [M. M. Vleugel, R. Bos, H. Buerger et al.] // Cell. Oncol. – 2004. – 26. – P. 347–351.
 30. *Wu R.S.S.* Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses // R. S. S. Wu // Mar. Pollut. Bull. – 2002. – 45, N 1-12. – P. 35–45.

О. А. Солдатов, Т. І. Андрєєнко, І. В. Головіна

Інститут біології південних морів імені О. О. Ковалевського НАН України, Севастополь
АДАПТАТИВНА РЕОРГАНІЗАЦІЯ ТКАНИННОГО МЕТАБОЛІЗМУ У МОЛЮСКІВ,
ТОЛЕРАНТНИХ ДО ЗОВНІШНЬОЇ ГІПОКСІЇ

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ТЕРНОПІЛЬСЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПЕДАГОГІЧНОГО УНІВЕРСИТЕТУ ІМЕНІ ВОЛОДИМИРА ГНАТЮКА. Серія :Біологія. – 2012. – №2(51). – С.201-206.

В умовах кисневого оптимуму в організмі толерантного до гіпоксії молюска *Anadara inaequalvis* Br. зберігаються анаеробні процеси. Відбувається активне використання вуглеводних субстратів. Тканини мають значні активності МДГ і ЛДГ при зниженому вмісті глюкози і високому рівні лактату. Адаптація до зовнішньої аноксії супроводжується ростом значень індексу МДГ/ЛДГ – у 2-4 рази, що зв'язано з пропорційним зниженням активності ЛДГ. Це виключає зростання токсичного лактату у тканинах і відбиває факт переключення на альтернативні метаболічні стратегії.

Ключові слова: молюски, гіпоксія, тканини, метаболізм

A. A. Soldatov, T. I. Andreyenko, I. V. Golovina

The A. O. Kovalevsky Institute of the Southern Seas NAS of Ukraine, Sevastopol

TISSUE METABOLISM ADAPTIVE REORGANIZATION IN MOLLUSKS TOLERANT TO OUTER HYPOXIA

Under oxygen optimum there are anaerobic processes in the organism of tolerant to hypoxia mollusk *Anadara inaequalvis*. Active use of hydrocarbons takes place. The tissues are characterized with high MDG and LDG activities under low glucose level and high lactated level. Adaptation to outer anoxia leads to MDG/LDG index growth by 2-4 times and proportional decrease in LDG activity. It prevents toxic lactate accumulation and testifies to alternative metabolic strategies turn.

Keywords: mollusks, hypoxia, tissues, metabolism